

УДК 597-15 + 574.5.08.633

**КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ АНАЛИЗ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ
ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ КОМПОНЕНТНОГО СООБЩЕСТВА
ПАРАЗИТОВ ГОЛЬЯНА *RHOXINUS RHOXINUS* (L.)
ИЗ РЕКИ ПЕЧОРА**

© Г. Н. Доровских,¹ В. Г. Терещенко,² В. Г. Степанов¹

¹ Сыктывкарский государственный университет,
химико-биологический факультет, кафедра биологии,
Октябрьский пр., 55, Сыктывкар, 167001
E-mail: dorovsk@syktsu.ru

² Институт биологии внутренних вод РАН
E-mail: tervlad@ibiw.yaroslavl.ru
Поступила 09.08.2011

Ранее анализ сезонной сукцессии сообщества паразитов рыб ограничивался, как правило, периодом май—октябрь. Вместе с тем зимний период может быть важным в сезонной динамике сообщества. Цель данной работы — количественный анализ полной сезонной динамики структуры сообщества паразитов рыб на примере половозрелого гольяна из р. Печоры.

Выявлено новое равновесное состояние сообщества паразитов гольяна, соответствующее зимнему периоду его существования. Независимо от того, по численности или биомассе охарактеризованы сообщества паразитов гольяна, полученные динамические фазовые портреты хорошо отражают их сезонную сукцессию.

Ключевые слова: сезонная динамика, равновесное состояние, сообщество, видовая структура, паразиты, фазовый портрет, рыба, гольян.

Известно, что сезонная смена генераций паразитов и стабилизация интенсивности заражения ими хозяина проходит за определенное время путем последовательных преобразований (Доровских, Голикова, 2004; Доровских, Степанов, 2009, 2011), т. е. реакция сообщества паразитов в значительной мере обусловлена его инерционностью, что позволяет отнести его к сложным динамическим системам (Романовский и др., 1975; Антомонов, 1977). Один из эффективных методов анализа таких систем состоит в получении их «динамических фазовых портретов» (Волькенштейн, 1981). Он дает возможность выявить равновесные (стационарные) состояния системы и характер ее динамики при отклонении от них. Под стационарным состоянием понимается состояние функционирования сообщества, при котором процессы воспроизводства (заселения хозяина) и смертности входящих в него популяций находятся в относительном динамическом

равновесии, стабилизируются обилие видов и интегральные индексы структуры (Терещенко, 2005).

Ранее на примере сообществ паразитов гольяна разного возраста из рек Улчекша и Човью выявлены равновесные состояния и проанализировано поведение указанных сообществ вблизи и вдали от этих состояний (Доровских, Терещенко, 2009). Показано, что полученные динамические фазовые портреты сообществ паразитов гольяна отражают его сезонную сукцессию независимо от того, по численности или биомассе анализировали соотношение обилия различных видов. Так, в мае отмечен процесс формирования сообщества, а в июне оно уже находилось в равновесном состоянии с максимальным видовым разнообразием, минимальной скоростью изменения разнообразия и значительной численностью паразитов. Однако это равновесное состояние неустойчиво. Межпопуляционные связи обусловили дальнейшие структурные перестройки и в конце июля—начале августа при минимальных значениях индекса разнообразия сообщество пришло к новому равновесному состоянию. Далее, в августе—сентябре, когда хозяин заселяется новой генерацией паразитов, сообщество вышло из равновесного состояния.

В силу сложности сбора зимнего материала анализ сезонной сукцессии сообщества паразитов был ограничен периодом открытой воды, т. е. временем с мая по октябрь. Однако зимний сезон может быть весьма важным в жизни паразитарного сообщества. В связи с этим решено было осуществить количественный анализ полной сезонной динамики структуры сообщества паразитов рыб на примере половозрелого гольяна из р. Печоры, где удалось организовать отлов рыбы в течение календарного года.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для анализа послужила собственная информация по видовому составу и количественному соотношению видов в сообществе паразитов гольяна из среднего течения р. Печоры в районе пос. Якша (Троицко-Печорский р-н, Республика Коми), где расположена Центральная усадьба Печоро-Илычского государственного природного заповедника ($56^{\circ}50'46''$ в. д., $61^{\circ}49'05''$ с. ш.). Исследовали 330 экз. гольяна возраста 2+—3+, отловленного с мая 2006 по май 2007 г.

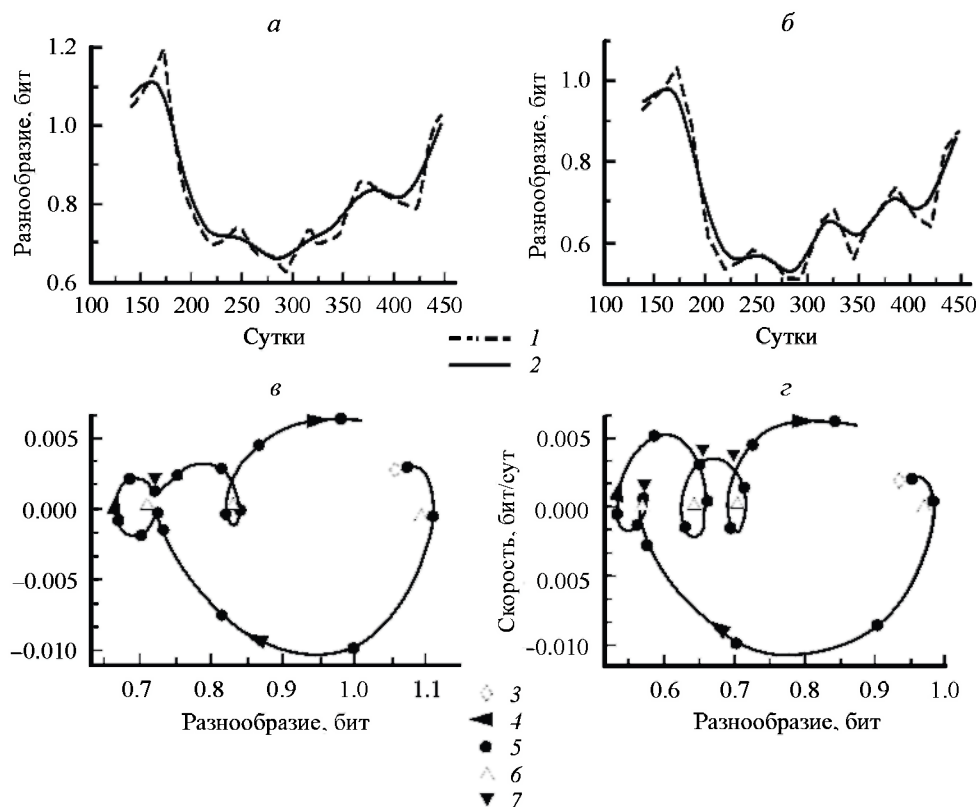
Анализ видовой структуры сообщества паразитов рыб основан на данных относительного обилия видов по биомассе и числу особей. Во всех случаях расчет начат с 1-го января.

Для построения динамического фазового портрета необходимы данные, взятые с определенной дискретностью по времени. Интервал дискретности определяется динамическими свойствами системы и должен быть меньше, чем время ее перестройки в ответ на воздействие (Levin, 1992). По нашим наблюдениям, время перестройки сообщества паразитов составляет несколько недель. При анализе сообщества паразитов пробы старались брать с интервалом в 2 недели.

Суть метода динамического фазового портрета в применении к анализу динамики структуры компонентных сообществ паразитов рыб была изложена ранее (Доровских, Терещенко, 2009).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рассмотрим сезонную динамику структуры сообщества паразитов гольяна. При анализе соотношения обилия паразитов по числу особей на 140—150-е сут (21—31 мая) отмечен процесс формирования сообщества. В это время происходило заселение паразитами рыбы. При этом, судя по скорости изменения разнообразия, видно, что вначале шло ускорение структурных перестроек, а затем их замедление (см. рисунок, *a*). На 160-е сут (10 июня) сообщество пришло в равновесное состояние с максимальным видовым разнообразием 1.1 бит, минимальной скоростью изменения разнообразия и значительной численностью паразитов (см. рисунок, *a*, *в*). Однако это равновесное состояние не устойчиво. Межпопуляционные связи паразитов привели к дальнейшим перестройкам в их сообществе в сторону уменьшения разнообразия, т. е. увеличения отно-



Динамика разнообразия (*a*, *б*) и динамические фазовые портреты структуры сообщества паразитов гольяна возраста 2+—3+ (*в*, *г*), описанные соответственно по численности особей и биомассе составляющих его видов, из р. Печоры.

1 — исходные данные; 2 — сглаженные; 3 — начальное состояние системы; 4 — направление перемещения; 5 — состояние системы в момент времени (сутки), обозначенный цифрой у кривой; 6 — устойчивое состояние системы, 7 — критическая точка в функционировании сообщества.

Dynamics of diversity (*a*, *б*) and dynamic structure's phase portrait of the parasite assemblage of *Phoxinus phoxinus* aged 2+—3+ (*в*, *г*), according to abundance ratio and biomass of species composing this community from the Pechora River.

сительного обилия небольшого числа видов. До 185 сут наблюдения (5 августа) скорость структурных перестроек возрастала (увеличивалась по модулю скорость изменения разнообразия). К 240 сут (29 августа) сообщество приходит к новому равновесному состоянию, соответствующему видовому разнообразию 0.7 бит. Это связано с пока неполным отмиранием паразитов прошлого года рождения и незначительной численностью паразитов новой генерации. На 320-е сут (17 ноября) отмечена критическая точка в развитии сообщества паразитов с сохранением видового разнообразия 0.7 бит. Сообщество уже целиком образовано особями новой генерации. К 380 сут (16 января) идет быстрый переход сообщества в равновесное состояние с разнообразием 0.85 бит. В этом состоянии оно находилось недолго, затем вплоть до мая последовала его перестройка в сторону увеличения разнообразия до 1.05 бит. Это связано с дальнейшим увеличением интенсивности заражения паразитами новой генерации хозяина.

Аналогичную картину дает анализ динамики биомассы составляющих анализируемое сообщество видов. Равновесное состояние с уровнем разнообразия 0.97 бит отмечено на 160-е сут (10 июня). Оно характеризуется минимальной скоростью изменения разнообразия и значительной биомассой паразитов (см. рисунок, б, г). Это равновесное состояние не устойчиво. Далее в сообществе последовали перестройки в сторону уменьшения разнообразия. До 190 сут наблюдения (10 августа) скорость структурных перестроек возрастала. К 240 сут (29 августа) сообщество приходит к новому равновесному состоянию, соответствующему видовому разнообразию 0.55 бит. Это критическая точка в функционировании сообщества, что отчетливо видно по динамическому фазовому портрету (см. рисунок, г). Она связана с отмиранием большей части паразитов прошлого года рождения и пока небольшим числом особей новой генерации. На 320-е сут (17 ноября) при уровне видового разнообразия 0.67 бит следует стабилизация сообщества. На 360-е сут (27 декабря) наступает критическая ситуация в развитии сообщества, но причины ее пока не ясны. Далее к 380 сут (16 января) идет быстрый переход в состояние с разнообразием 0.74 бит. В этом стабильном состоянии сообщество находилось недолго. К 415 сут (25 февраля) в функционировании сообщества наступила критическая ситуация, после которой вплоть до мая наблюдались структурные перестройки в сторону увеличения разнообразия до 0.93 бит.

Интересно, что при рассмотрении соотношений обилий видов в сообществе паразитов гольяна динамические фазовые портреты, полученные как по данным об их численности, так и по данным об их биомассе, отражают сезонную сукцессию этого сообщества (см. рисунок, а, б). С 330 сут (27 ноября) начинается переход сообщества в зимнее равновесное состояние, в котором оно находится с 380 до 410 сут (17 января—15 февраля) своего существования. Из этого равновесного состояния сообщество паразитов выходит на 420-е сут, т. е. в конце февраля—начале марта.

ОБСУЖДЕНИЕ

Показано (Доровских, Голикова, 2004; Доровских, Степанов, 2009, 2011), что в августе завершается разрушение старого сообщества паразитов гольяна и начинает формироваться новое. В сентябре возрастает число особей паразитов гольяна и видовое богатство его паразитофауны. Это время формирования нового сообщества, где связи видов еще не установились. Состояние сообщества в июне в значительной мере соответствует характеристикам сообщества в сформированном состоянии. Характеристики сообщества в июле и августе по своим значениям занимают промежуточное положение между величинами показателей, свойственных сообществу в состояниях разрушения и формирования. В это время особи одних видов паразитов отмирают, а у других их видов начинается процесс заселения хозяина новым поколением (Доровских, 1988).

Даты наступления критических точек в развитии анализируемого по биомассе сообщества приходятся на 240-е сут наблюдения (29 августа), 360-е (27 декабря) и 410-е сут (20 февраля) при величине индекса разнообразия 0.55, 0.66 и 0.7 бит соответственно. При характеристике сезонной динамики структуры сообщества паразитов гольяна по числу особей выделяется одна критическая точка на 320-е сут (17 ноября) с видовым разнообразием 0.7 бит. Таким образом, первая критическая точка в развитии анализируемого сообщества соответствует периоду отмирания паразитов прошлой генерации и появлению их особей новой генерации. Прочие критические точки в функционировании сообщества паразитов связаны с ростом их видового разнообразия, числа особей и биомассы.

Анализ сезонной динамики видовой структуры сообщества паразитов гольяна из р. Печоры в районе пос. Якша показал, что в течение календарного года у него имеются несколько состояний равновесия, характеризующихся стабилизацией видовой структуры (низкой скоростью изменения разнообразия), чему соответствует траектория изменения системы на фазовом портрете в виде закручивающейся спирали. Первое состояние равновесия у сообщества наблюдалось на 160-е сут (10 июня), соответствующее разнообразию по численности 1.1 бит, по биомассе — 1.0 бит. Второе стационарное состояние отмечено на 240-е сут (29 августа) при величине индекса разнообразия 0.7 и 0.55 бит соответственно. Третье состояние равновесия сообщества, характеризуемое только по биомассе входящих в него видов, было на 320-е сут (17 ноября) с индексом разнообразия 0.7 бит.

Более детальный анализ сезонной сукцессии этого сообщества паразитов позволил выявить четвертое равновесное состояние, в которое по числу особей паразитов оно приходит на 370-е сут (6 января) своего развития, а по их биомассе — на 380-е (16 января). Это состояние сообщества соответствует разнообразию 0.84 и 0.72 бит соответственно. В нем оно остается около месяца. Далее до конца марта при полном совпадении кривых, построенных по данным по числу особей и их биомассе (см. рисунок), идет увеличение видового разнообразия до 1.05—0.93 бит, т. е. до величин индексов разнообразия, наблюдаемых в марте—мае предыдущего года.

Первое стационарное состояние анализируемого сообщества паразитов гольяна соответствует сформированному его состоянию; второе — стадии

разрушения; третье — полной элиминации паразитов генерации прошлого года; четвертое — началу интенсивного роста числа и биомассы паразитов новой генерации.

Если сроки наступления минимальных скоростей изменения структуры печорского сообщества паразитов голяна в июне совпадают со сроками, указанными для сообществ паразитов этого вида рыб из рек Човью (Доровских, Голикова, 2004), Улчекша (Доровских, Степанов, 2009), Луза и Н. Чекша (Доровских, Степанов, 2011), то в сроках наступления второго стационарного состояния отмечено несовпадение.

Итак, выявлено новое равновесное состояние сообщества паразитов голяна, соответствующее зимнему периоду его существования. Независимо от того, по численности или биомассе охарактеризовано сообщество паразитов голяна, полученные динамические фазовые портреты хорошо отражают его сезонную сукцессию. Рассматриваемая система стабильна в июне при максимальном видовом разнообразии, значительной численности и биомассе паразитов, в августе при минимальных значениях этих показателей, в ноябре, когда хозяин в преддверии зимы заселяется новой генерацией паразитов. Во всех стационарных состояниях у сообщества наблюдается минимальная скорость трансформации видовой структуры.

Функционирование надорганизменной биологической системы есть результат взаимодействия во времени и пространстве составляющих ее элементов. Выяснение принципов регуляции такой системы представляет собой задачу, которая может быть решена лишь с применением правильно выбранных методов исследования.

Описание кинетического поведения сложной системы сводится к совместному анализу скорости количественных изменений интегральной величины, характеризующей надорганизменную систему, и самой этой величины. Такое описание позволяет подойти к анализу собственных свойств сложной биологической системы, в частности ее инерционности. Кроме того, метод динамического фазового портрета, визуализируя ответные реакции сообщества, дает основу для проведения дополнительных исследований для оценки таких фундаментальных свойств сообщества, как устойчивость и упругость, которые недоступны качественному исследованию. Далее, изучая различные экологические ситуации или проводя дополнительные исследования, используя этот метод, можно видеть ответные реакции сообщества на действие импульсных или ступенчатых воздействий. При этом время реагирования отражает инерционность сообщества, а способность возвращаться в исходное состояние или противостоять увеличению воздействия — устойчивость или упругость.

Список литературы

- Антомонов Ю. Г. 1977. Моделирование биологических систем: Справочник. Киев: Наукова думка. 260 с.
- Волькенштейн М. В. 1981. Биофизика. М.: Наука. 576 с.
- Доровских Г. Н. 1988. Паразиты рыб бассейна среднего течения реки Вычегды (фауна, экология, зоогеография): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 25 с.
- Доровских Г. Н., Голикова Е. А. 2004. Сезонная динамика структуры компонентных сообществ паразитов голяна речного *Phoxinus phoxinus* (L.). Паразитология. 38 (5): 413—425.

- Доровских Г. Н., Степанов В. Г. 2009. Сезонная динамика структуры сообщества паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) в бассейне верхнего течения реки Северная Двина. Рыбоводство и рыбное хозяйство. 3: 33—43.
- Доровских Г. Н., Степанов В. Г. 2011. Сезонная динамика структуры сообщества паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.) в бассейне реки Луза. Рыбоводство и рыбное хозяйство. 9: 34—43.
- Доровских Г. Н., Терещенко В. Г. 2009. Опыт применения метода динамического фазового портрета для анализа структурных перестроек в компонентных сообществах паразитов гольяна *Phoxinus phoxinus* (L.). Паразитология. 43 (1): 46—56.
- Романовский Ю. М., Степанова Н. В., Чернавский Д. С. 1975. Математическое моделирование в биофизике. М.: Наука. 344 с.
- Терещенко В. Г. 2005. Динамика разнообразия рыбного населения озер и водохранилищ России и сопредельных стран: Автореф. ... дис. д-ра биол. наук. СПб. 49 с.
- Levin S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. The Robert MacArthur award lecture. Ecology. 73 (6): 1943—1967.

QUANTITATIVE ANALYSIS OF SEASONAL DYNAMICS
OF THE SPECIES STRUCTURE IN A COMPONENT PARASITE COMMUNITY
OF THE MINNOW PHOXINUS PHOXINUS (L.) OF THE PECHORA RIVER

G. N. Dorovskikh, V. G. Tereshchenko, V. G. Stepanov

Key words: season dynamics, stable state, community, species structure, parasites, phase portrait, fish, minnow.

SUMMARY

Earlier analysis of a seasonal succession of fish parasites assemblage was, as a rule, performed in May-October. At the same time, winter season can be important in seasonal dynamics of the assemblage. In the present work, quantitative analysis of complete seasonal dynamics of species structure of fish assemblage parasites with an example of the adult minnow of the river Pechora was performed.

The new stable state of parasites assemblage of the minnow, corresponding to winter season of its existence, is revealed. Irrespective of population density or a biomass of parasitic assemblages of the minnow, obtained dynamic phase portraits well reflect their seasonal succession.